Труды Зоологического института РАН
Том 323, № 2, 2019, с. 93–104
10.31610/trudyzin/2019.323.2.93



УДК 597.587.9:591.5

Возраст и рост речной камбалы губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море)

П.Н. Ершов[1]*, А.А. Матвиенко[2] и Д.А. Аристов[1]

[1]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: peteryershov@yandex.ru*

[2]*Российский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена, наб. р. Мойки 48, 191186 Санкт-Петербург, Россия.*

РЕЗЮМЕ

Мы исследовали возрастную структуру, рост и распределение речной камбалы *Platichthys flesus* в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Нагул неполовозрелых и половозрелых рыб в июне–августе осуществляется на мелководьях губы Чупа и прилегающих к ней открытых участках моря. В статье приведены сведения по размерно-возрастному и половому составу рыб в уловах. Основную долю в вылове составили особи длиной 17–27 см в возрасте 4–5 лет (45%). В целом в выборке самцы численно преобладали над самками. Анализ половых различий роста показал, что самки растут быстрее, чем самцы. Наиболее интенсивный рост рыб, судя по величине приростов на отолитах, происходит в июле–августе. Камбала из губы Чупа оказалась сходна по скорости роста с камбалой из других прибрежных мористых участков Кандалакшского залива. Мы также провели сравнительный анализ роста и возрастного состава популяций камбалы из других заливов Белого моря. Между камбалами из Кандалакшского, Онежского, Двинского и Мезенского заливов обнаружены достоверные отличия по скорости роста. Самая высокая скорость роста была отмечена для самцов и самок камбалы из Онежского залива. При продвижении к северу (Кандалакшский залив) и далее к северо-востоку (Мезенский залив) скорость роста камбал снижалась. Наиболее тугорослая камбала обитает на мелководьях Мезенского залива. Проведенный статистический анализ показал, что возрастной состав популяций камбалы в разных заливах Белого моря различается, причем наблюдаемые региональные изменения характерны для рыб обоих полов. Популяция камбалы из Онежского залива характеризуется преобладанием особей младших возрастных классов по сравнению с популяциями из остальных заливов. Наибольший средний возраст камбалы отмечен в стадах, обитающих в северо-западном (Кандалакшский залив) и северо-восточном (Мезенский залив) районах моря. В популяциях камбалы из Онежского и Двинского заливов самцы и самки достоверно различались по среднему возрасту, причем он был выше у самок. У камбалы из Мезенского залива достоверных половых различий по этому показателю не выявлено. Мы предполагаем, что одним из основных факторов, влияющих на региональные различия камбалы по скорости роста и возрастному составу стад, является температурный режим акваторий Белого моря.

Ключевые слова: Белое море, возраст, популяционная изменчивость, речная камбала, рост

Age and growth of European flounder from the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay, the White Sea)

P.N. Yershov[1]*, A.A. Matvienko[2] and D.A. Aristov[1]

[1]*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: peteryershov@yandex.ru*

[2]*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186 Saint Petersburg, Russia.*

ABSTRACT

We studied age structure, growth and distribution of European flounder *Platichthys flesus* at the sea in Chupa Inlet (Kandalaksha Bay, the White Sea). Immature and mature fishes fed at shallows of Chupa Inlet and adjacent open

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

sea area in June–August. Size-age and sex composition of fishes in catches are presented in the paper. Individuals of 17–27 cm length and 4–5 year age constituted the majority of catches (45%). On the whole, males numerically predominated over females in the samples. Analysis of sexual differences of growth has shown that females grew faster than males. The most intensive growth took place in July–August, according to the increments on the otoliths. Growth rate of the flounder from Chupa Inlet appeared to be similar to the growth rate of the flounder from other open shore sites of Kandalaksha Bay. We have compared also peculiarities of growth and age structure of flounder populations from Kandalaksha Bay to those from other bays of the White Sea. Significant differences of the growth rate were found between flounders from Kandalaksha, Onega, Dvina and Mezen' Bays. Both males and females from Onega Bay grew faster than other. Growth rate of fish decreased towards the north (Kandalaksha Bay) and the north-east (Mezen' Bay). The most slow-growing flounder inhabited shallows of Mezen' Bay. Statistical analysis has shown that age structure of flounder populations varied in different bays of the White Sea, and observed regional variations were characteristic for both males and females. Flounder population in Onega Bay was characterized by the dominance of the younger individuals compared to populations in other bays. The greatest mean age of flounder was registered in populations from the north-west (Kandalaksha Bay) and the north-east (Mezen' Bay) parts of the White Sea. Males and females in populations from Onega and Dvina Bays differed significantly in the mean age, and as a rule females were older. No age differences between sexes were found in flounder population of Mezen' Bay. We suppose that temperature conditions were among the main factors influencing regional differences in growth rate and age structure of the flounder populations in the White Sea.

Key words: White Sea, age, interpopulation variability, European flounder, growth

ВВЕДЕНИЕ

В ихтиофауне Белого моря, насчитывающей около 60 видов рыб (Скарлато [Scarlato] 1995), камбаловые, наряду с тресковыми и керчаковыми, представлены наиболее широко. Всего в Белом море встречаются 5 видов камбал. Из них постоянно в Белом море обитает три вида – полярная *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776), ершоватка *Limanda limanda* (Linnaeus 1758) и речная *Platichthys flesus* (Linnaeus 1758), а остальные два – морская *Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758 и камбала-ерш *Hippoglossoides platessoides* Cuvier, 1816 – заходят из Баренцева моря только на нагул в летнее время (Алтухов и др. [Altukhov et al.] 1958; Скарлато [Scarlato] 1995). Известно, что все три оседлых вида камбал обитают в мелководной прибрежно-шельфовой зоне Белого моря и имеют второстепенное промысловое значение. Характер распределения камбал и показатели их обилия в разных районах Белого моря отличаются вследствие большого разнообразия условий обитания для рыб в прибрежных акваториях.

Речная камбала встречается повсеместно в прибрежных участках Белого моря, однако наиболее многочисленные ее популяции известны для Онежского, Двинского и Мезенского заливов. В западной части Кандалакшского залива камбала встречается реже, и запасы ее здесь невелики (Мухомедияров [Mukhomediyarov] 1963a; Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970). Типичные места обитания камбалы приурочены к солоноватоводным предустьевым пространствам и расположенным поблизости от устьев рек открытым морским участкам с песчаными и илисто-песчаными грунтами. В целом речная камбала имеет второстепенное значение в беломорских рыбных промыслах. В 1940–60 гг. вылов камбаловых рыб на промысловых участках в Онежском заливе достигал 60 т, причем в уловах доминировала речная камбала (Шерстков [Sherstkov] 2005a). Общий вылов камбаловых в Онежском, Двинском и Мезенском заливах Белого моря в 1960-е гг. достигал 200 т. Постепенное снижение добычи камбал привело к тому, что в начале 1980-х гг. общий их вылов снизился до 50 т (Скарлато [Scarlato] 1995). В последующие годы вследствие социально-экономических причин снижение уловов камбал в беломорском регионе продолжилось. Так, в Онежском заливе ежегодный вылов камбал в 2000–2003 гг. составил уже менее 5 т (Шерстков [Sherstkov] 2005a). Помимо специализированного промысла, добыча камбал в Белом море производится также рыбаками-любителями, а пойманная рыба используется преимущественно для местного потребления. По сравнению с другими промысловыми рыбами камбалы Белого моря изучены

недостаточно. В литературе имеются сведения по морфологии, росту, возрасту, биохимическим показателям тканей, размножению и питанию речной камбалы из Двинского, Онежского, Мезенского и Кандалакшского заливов (Сыч [Sych] 1930; Николаев [Nikolaev] 1949; Шатуновский [Shatunovsky] 1967, 1970; Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Алтухов [Altukhov] 1980; Dietrich 2008; Шерстков [Sherstkov] 2005b; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015 и др.). Между камбалами из разных заливов отмечены различия по размерно-возрастным параметрам, паразитофауне, росту и ряду морфологических признаков, что дало основания некоторым исследователям отнести их к разным стадам (Мухомедияров [Mukhomediyarov] 1963a; Шатуновский [Shatunovsky] 1964). Вместе с тем, среди авторов существуют различные точки зрения на черты популяционно-экологической изменчивости вида в бассейне Белого моря (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015). Так, например, Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] (1970) отмечали, что по скорости линейного роста камбала из Кандалакшского залива близка к рыбам из онежской и двинской популяций. В то же время исследования Семушина с соавторами [Semushin et al.] (2015) свидетельствуют, что наиболее быстрый рост характерен для онежской популяции. Камбала из Двинского залива по их данным растет медленнее онежской, а наиболее тугорослая камбала обитает в Мезенском заливе. Различные мнения среди исследователей существуют также относительно изменчивости возрастной структуры популяций камбалы, что связано в значительной степени с отсутствием до последнего времени комплексных исследований вида в беломорском регионе и небольшим количеством исследованных популяций в отдельных его участках. Так, о возрасте и особенностях роста камбалы Кандалакшского залива можно судить только по результатам исследований в районе пролива Великая Салма (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970). Вместе с тем речная камбала обитает и в других участках Кандалакшского залива, в частности в губе Чупа (Мухомедияров [Mukhomediyarov] 1963b), где черты ее биологии остаются неизученными. Целью нашего исследования являлось сравнительное изучение особенностей экологии, роста и структуры популяции речной камбалы из губы Чупа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы речной камбалы, проведенные в губе Чупа и прилегающих морских акваториях в июне–августе 2015–2017 гг. Лов рыбы осуществляли с помощью жаберных сетей (ячея 32 и 40 мм), сетей-ряжовок и мереж в прибрежной зоне на глубинах до 20 м. Всего в указанный период выловлены и обработаны 234 экз. Ежегодный контрольный лов рыбы в течение летнего сезона проводился в двух участках губы Чупа – в районе о. Средний и окрестностях мыса Картеш. Данные участки лова различаются по степени удаленности от зоны влияния пресноводного стока р. Кереть. Остров Средний, на котором находится Морская биостанция СПбГУ, расположен перед входом в мелководную губу Кереть, в вершину которой впадает река с одноименным названием. В окрестностях мыса Картеш, являющегося северным входным мысом губы Чупа, лов рыбы проводили в расположенных рядом небольших бухтах и заливах (Круглая, Левая), а также в губе Сельдяная и Кив-губа. Учет камбалы в уловах из других участков губы Чупа проводили эпизодически в течение периода наблюдений.

У всех выловленных камбал определяли общую длину (L) и массу тела (M) с точностью до 0.1 см и 0.5 г соответственно. Пол и стадии зрелости гонад рыб установлены визуально после их вскрытия. Возраст рыб определяли по шлифам отолитов. Отолит рыбы предварительно закрепляли на пластине из пластика с помощью клея. После этого отолит стачивали до середины центрального ядра на шлифовальном листе ECOWET (размер 140×230 мм, зерно P1000–2500), установленным в шлифовально-полировальный станок MP-2B, а затем полировали полученную поверхность регистрирующей структуры. Полученные шлифы отолитов просматривали в падающем свете под микроскопом MC-3-ZOOM LED. Перед подсчетом годовых колец препарат отолита устанавливали вертикально на предметном стекле с помощью

пластилина, сверху на шлиф отолита помещали каплю воды для получения более четкой картины чередования зон роста. Варьированием освещения препарата добивались наиболее контрастного изображения опаковых и гиалиновых зон роста, определяли дополнительные кольца и производили подсчет годовых колец на дорсальном или вентральном краях отолита. Всего возраст определен у 79 экз.

Рост камбалы был изучен на основе анализа расчетных данных по длинам рыб разного возраста, определенным по отолитам с помощью метода обратного расчисления Э. Леа. Ранее Шерстков [Sherstkov] (2005b) показал, что длина одновозрастных особей речной камбалы Онежского залива, полученная в результате обратных расчислений по методу Э. Леа, хорошо согласуется с наблюденными длинами рыб. Для описания роста рыб в длину было использовано уравнение Берталанфи $L_t = L_\infty (1\text{-}e^{(-k\ (t-to))})$, где L_t – длина рыбы (см) в возрасте t (лет); L_∞, k и t_0 – коэффициенты. Для анализа скорости линейного роста подсчитывали абсолютные и относительные приросты рыб в длину. Для описания зависимости *M* от *L* тела рыбы использовали степенное уравнение $M = \text{a}\, L^b$, где *L* – длина особи (см), *M* – масса тела (г), a и b – константы (коэффициенты). Попарное сравнение кривых роста проведено посредством анализа остаточной дисперсии отдельных регрессий и остаточной дисперсии единой регрессии, построенной по обобщенным данным. Достоверность различий дисперсий оценивалась по критерию Фишера (*F*). Расчеты произведены с помощью программы GraphPad Prism.

Для сравнения роста камбалы из губы Чупа с другими участками (заливами) Белого моря использованы опубликованные данные по длине самцов и самок разного возраста (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015). В статье Шатуновского и Честновой [Shatunovsky and Chestnova] (1970) приведены сведения о росте рыб из 9 участков в районе Великой Салмы Кандалакшского залива. Однако, вследствие малочисленности выборок из 2 участков, мы включили в обобщенный анализ данные только по 7 локальностям, где объем выборок был больше (Нильмо-губа, Подволочье, Бабье море, о. Монастырский, Великая Салма, Черная река, Заволочье). Семушин с соавторами [Semushin et al.] (2015) привели сведения по размерам рыб разного пола из Двинского, Онежского и Мезенского заливов, которые были также использованы для сравнения характера роста беломорской камбалы.

Для сравнения особенностей роста камбал из разных популяций были подсчитаны параметры уравнений Берталанфи для каждой выборки. Статистический анализ и процедура кластеризации полученных результатов, которые применялись в работе, детально описаны Максимовичем [Maximovich] (1989). Для большей наглядности построены дендрограммы сходства кривых роста камбал из различных популяций.

Частное от деления *F*-критерия Фишера на его критическое значение (F/Fкр) было использовано как степень сходства кривых роста. При этом значения F/Fкр<1 свидетельствовали о недостоверности различий между сравниваемыми кривыми роста на выбранном уровне значимости ($\alpha=0.01$).

Помимо роста у камбал Белого моря была изучена изменчивость возрастного состава популяций. Для оценки региональных и половых различий возрастного состава камбал, помимо оригинальных данных, использовались также опубликованные сведения по Кандалакшскому (р-н Великой Салмы), Онежскому, Двинскому и Мезенскому заливам (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015). Возрастная структура камбал из разных участков Кандалакшского залива (губа Чупа, Великая Салма) сравнивалась с помощью непараметрического теста Манна-Уитни (Hollander and Wolfe 1973). Статистическая обработка всего массива данных включала в себя анализ двух регрессионных моделей – модели M1 и модели M2. Модель M1 использовали для оценки различий возрастного состава камбал из разных заливов. Модель M2 использовали для оценки различий возрастного состава у камбал разного пола.

Поскольку зависимая величина (возраст) является счетной (дискретной), использовать для анализа простую линейную модель представляется некорректным. Вместо этого были выбраны обобщенные регрессионные модели, базирующиеся на распределении Пуассона.

Фиксированная часть таких моделей подбиралась путем итеративного алгоритма наибольшего правдоподобия (Zuur et al. 2009). В качестве связующей использовали функцию вида $\log_e(\lambda)$, где λ – возраст рыб. Предикторами в модели M1 выступали заливы, в которых были пойманы камбалы («Залив»). В модели M2 использовались два предиктора: «Залив» и «Пол», а также взаимодействия между ними – Залив × Пол. Поскольку все коэффициенты в обеих моделях были значимыми, исходные модели были оставлены в качестве рабочих. Все рабочие модели были проверены на избыточность дисперсии. Значимость влияния предикторов проверялась путем сравнения девианс рабочих моделей с девиансами моделей без этих предикторов с помощью теста χ^2. Попарное *post-hoc* сравнение групп произведено с помощью теста Тьюки, реализованного в пакете *multcomp* (Hothorn et al. 2008). Расчет коэффициентов регрессии производился в программе RStudio (RStudio 2018) с помощью базовых функций языка R (R Core Team 2018), оценка значимости предикторов моделей – с помощью пакета *car* (Fox and Weisberg 2011), визуализация предсказаний моделей – с помощью пакета *ggplot2* (Wickham 2016). Во всех случаях, кроме специально отмеченных, нулевая гипотеза отвергалась при 5% уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение камбалы в губе Чупа

Проведенные наблюдения и сборы показали, что в губе Чупа и прилегающих прибрежных участках Карельского побережья речная камбала встречается практически повсеместно, но в небольшом количестве. В начале июня в районе мыса Картеш и о. Средний отмечены единичные поимки рыб. Максимальные уловы камбалы в опресненных и морских участках губы Чупа, включая подходы к ней со стороны открытого моря (Кив-губа, о. Кереть и др.), наблюдались с конца июня до середины июля, причем в уловах везде присутствовали особи различных размерно-возрастных групп. Это свидетельствует о том, что нагул неполовозрелых и половозрелых рыб осуществляется совместно на одних и тех же пастбищах в верхних горизонтах сублиторали. Необходимо заметить, что на морских тонях в конце июня 2017 г., помимо отнерестившихся рыб, попадались также самцы и самки с гонадами в IV–V стадии зрелости. С конца июля частота встречаемости камбалы в уловах уменьшалась, особенно на мористых прибрежных отмелях, удаленных от устья р. Кереть. В августе речная камбала ловилась преимущественно в неглубоких заливах и тихих бухтах поблизости от губы Кереть в местах с илистыми и илисто-песчаными грунтами. Интересно, что самые мелкие неполовозрелые особи (L 10–16 см) в течение всего лета ловились только в районах, прилегающих к эстуарной зоне р. Кереть. Отсутствовавшая в наших уловах молодь камбалы длиной менее 10 см, возможно, придерживается мелководных участков в устьевой зоне р. Кереть, где контрольный лов не производился. Нагульные перемещения более крупных особей (L>18 см) в летний период, помимо приустьевых участков, охватывали и удаленные районы открытых частей Чупинского залива (район Кив-губы и о. Кереть).

Размерно-возрастные показатели и рост

Длина речной камбалы в уловах в губе Чупа варьировала от 10.4 до 38.3 см, а масса тела – от 14 до 505 г. Размерно-частотное распределение рыб в выборке представлено на Рис. 1А. Основную долю в вылове составляли особи длиной 17–27 см и массой тела 70–250 г (45%). Средние размерно-весовые параметры камбалы для всей выборки составили 23.5 см и 172 г соответственно. В целом в выборке самцы (64%) численно преобладали над самками (36%). Соотношение полов в уловах не зависело от места лова рыбы. Самцы были представлены более мелкими размерными группами по сравнению с самками. Наиболее крупные рыбы (L>30 см) в выборке являлись, как правило, самками.

Возраст речной камбалы из уловов в губе Чупа колебался от 2 до 15 лет (Рис. 1Б). Рыбы в возрасте 5 и 6 лет составили основную часть выборки (45%). Доля рыб смежных возрастных групп (4, 7 и 8 годовики) была значительно меньше и варьировала в пределах от 10 до 13%. Камбалы младших (2–3 года) и старших возрастов (>9 лет) были малочисленны в уловах. Максимальный возраст в 15+ был отмечен у

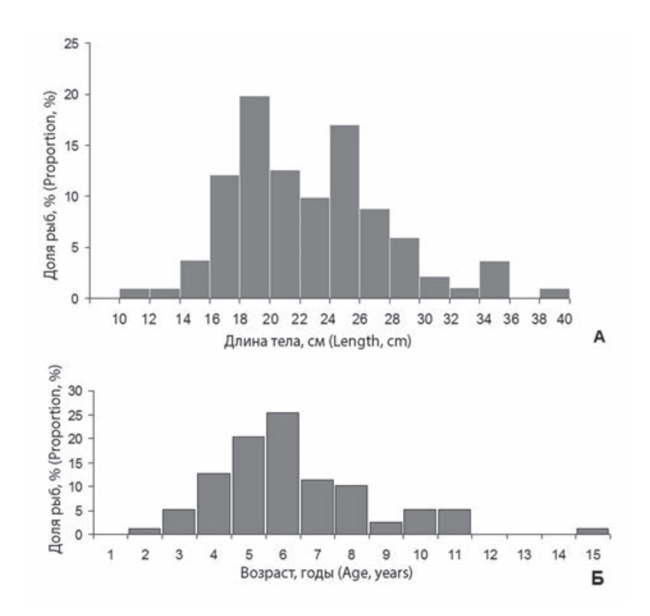


Рис. 1. Размерный (А) и возрастной (Б) состав камбалы из уловов в губе Чупа.

Fig. 1. Length-(A) and age (Б)-frequency distributions of flounder in the Chupa Inlet.

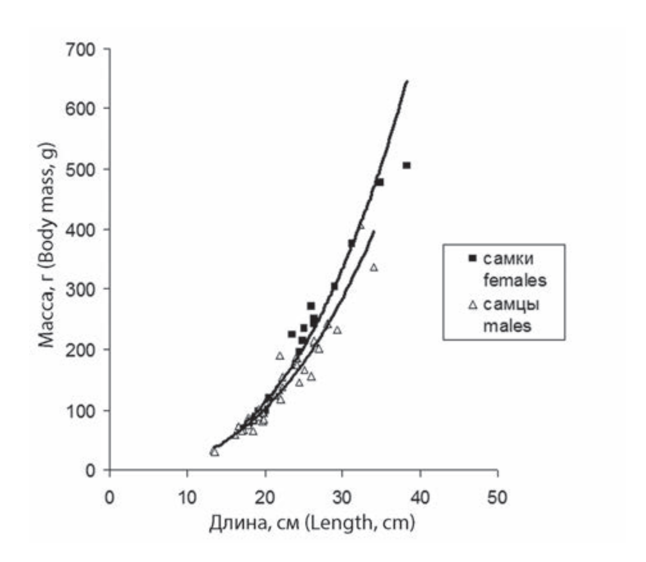


Рис. 2. Взаимосвязь длины и массы тела у камбалы из губы Чупа.

Fig. 2. Length-weight relationship in flounder from the Chupa Inlet.

единственного экземпляра (самка, L 38.3 см, M 505 г). Судя по имеющимся данным, возрастной ряд самцов и самок в уловах существенно не различался. Выловленные в конце июня 2017 г. камбалы в преднерестовом состоянии имели возраст 5+ и старше.

Взаимосвязь длины и массы тела у исследованных рыб описывается следующими уравнениями: $M = 0.074\ L^{2.42}$ ($R^2 = 0.926$, n = 42) для самцов и $M = 0.169\ L^{2.22}$ ($R^2 = 0.959$, n = 17) для самок, которые достоверно различались между собой (F=11.35, p<0.001) (Рис. 2). Среди особей более 20 см в длину самки были, как правило, тяжелее самцов.

Кривые роста рыб в длину и соответствующие уравнения регрессий представлены на Рис. 3. В целом самки растут быстрее, чем самцы, и кривые линейного роста у особей разного пола достоверно различаются (F=12.86, p<0.001). По результатам обратного расчисления длины рыб самки оказались крупнее самцов во всех рассмотренных возрастных классах.

Наибольшие абсолютные приросты рыб в длину наблюдаются в первые 2–3 года жизни, затем они постепенно снижаются до 6–7-летнего возраста. Интересно отметить некоторое увеличение скорости роста у самок на 7-м, а самцов –

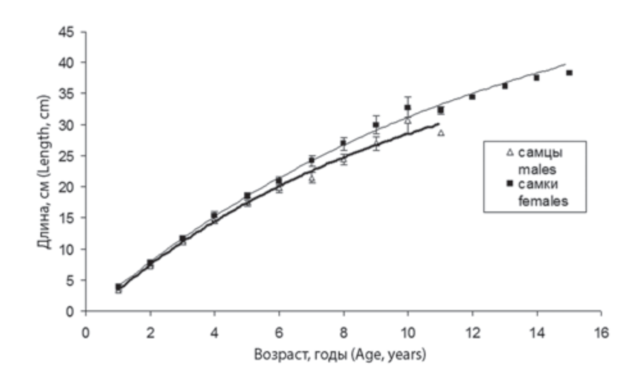


Рис. 3. Рост в длину самцов и самок речной камбалы из губы Чупа. Кривые роста рыб разного пола описываются уравнениями: $L_t = 57.04\ (1\text{-}e^{(-0.08\,(t-0.15))})$ для самок и $L_t = 45.31\ (1\text{-}e^{(-0.102\,(t-0.24))})$ для самцов.

Fig. 3. Body length growth curves of flounder from the Chupa Inlet. The growth curves are described by the equations: $L_t = 57.04\ (1\text{-}e^{(-0.08\,(t-0.15))})$ for the females and $L_t = 45.31\ (1\text{-}e^{(-0.102\,(t-0.24))})$ for the males.

на 8-м году жизни. В последующие годы у самок скорость роста замедлялась. Относительные приросты в длину у рыб обоих полов достигают наибольших значений на втором году жизни. Затем их величина резко снижается, и с 6-летнего возраста ежегодные приросты составляют менее 10%.

У большинства половозрелых рыб, выловленных в начале июня, новые приросты на отолитах не наблюдались. На отолитах рыб, пойманных в конце июня, имеется небольшой прирост текущего года, что свидетельствует о начале роста камбалы в губе Чупа со второй половины июня. Наиболее интенсивный рост рыб, судя по величине приростов на отолитах, происходит в июле–августе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты исследования существенно дополняют картину общей изменчивости биологических параметров речной камбалы в бассейне Белого моря (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015). Рассмотрение изменчивости размеров речной камбалы в уловах в губе Чупа показало, что по набору доминирующих размерных групп наши данные сопоставимы с опубликованными сведениями по этому виду для Кандалакшского залива Белого моря. Так, в уловах камбалы из участков в районе о. Великий преобладающая размерная группа, как и в губе Чупа, была представлена особями длиной 17–26 см. В прибрежных уловах в Онежском, Мезенском и Двинском заливах среди самцов доминировали особи длиной 16–23 см, 14–17 см и 15–21 см. Среди самок в этих же заливах преобладали особи размером 16–24 см, 14–17 см и 22–26 см соответственно. Максимальные размеры самок (*L* 39–47 см) речной камбалы во всех исследованных популяциях Белого моря превышали соответствующие показатели для самцов (*L* 28–34 см) (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Dietrich 2008; Семушин и др. [Semushin et al.] 2015; наши данные). Наши данные по камбале губы Чупа подтвердили полученные ранее сведения о половых различиях в росте у данного вида из разных заливов Белого моря (Сыч [Sych] 1930; Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Шерстков [Sherstkov] 2005b). Меньшая скорость роста самцов по сравнению с самками, наблюдаемая у речной камбалы, характерна и для других видов семейства Pleuronectidae (Моисеев [Moiseev] 1953).

Данные по росту речной камбалы из разных губ и участков в районе Великой Салмы

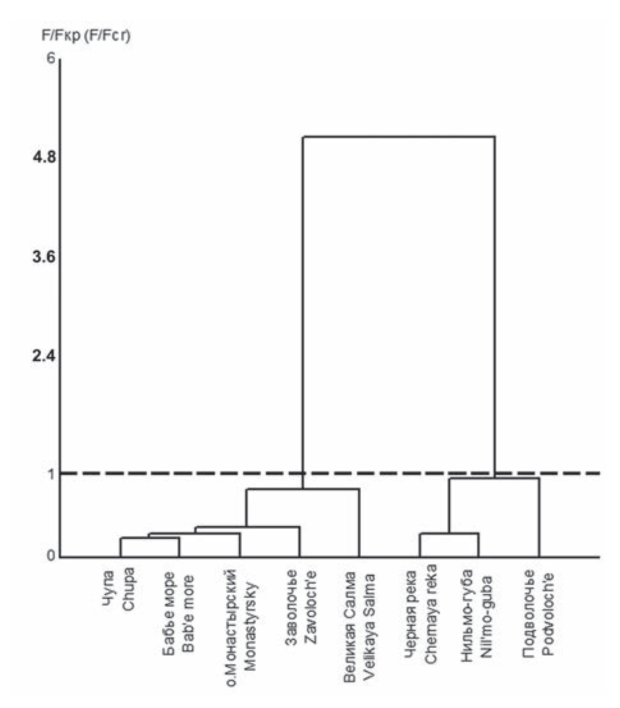


Рис. 4. Дендрограмма сходства кривых роста самок камбал из разных участков Кандалакшского залива, аппроксимированных уравнением Берталанфи. Мера сходства – *F/F*кр. Пунктирная линия показывает значение *F/F*кр=1, ниже которого различия сравниваемых кривых не достоверны ($\alpha = 0.01$).

Fig. 4. Clustering of the flounder females from different locations of the Kandalaksha Bay by growth curves. *F/F*cr ratio as a measure of the distance between compared curves. The dotted line shows *F/F*cr, below which the difference of compared curves was not significant ($\alpha = 0.01$).

Кандалакшского залива приведены в статье Шатуновского и Честновой [Shatunovsky and Chestnova] (1970). Авторы констатировали, что скорость роста камбал из участков, прилегающих к открытому морю, выше, чем из губ, удаленных от открытых морских акваторий. Проведенный нами кластерный анализ всей совокупности имеющихся данных по росту камбалы из Кандалакшского залива выявил следующие особенности для самцов и самок. Среди самок сравниваемые выборки сгруппировались в 2 кластера, которые достоверно различались между собой (*F*-критерий; $p<0.01$) по кривым роста рыб (Рис. 4). Камбала из губы Чупа оказалась в одной группе с «быстрорастущими» рыбами из районов, прилегающих к открытому морю (Великая Салма, о. Монастырский, Заволочье, Бабье море). В другую группу

вошли выборки «медленнорастущих» камбал из губ, удаленных от открытых участков Кандалакшского залива (Нильмо-губа, губа Черная, Подволочье). Сходный анализ, проведенный для самцов, позволил достоверно выделить только «медленнорастущую» группировку из губы Черная. Рост самцов из остальных сравниваемых участков Карельского побережья, включая губу Чупа, различался незначительно. Группировки быстро- и медленнорастущих рыб отмечены и в Онежском заливе. По данным Шерсткова [Sherstkov] (2005a, b) в водах открытых участков Онежского залива нагуливается быстрорастущая мигрирующая камбала, а на мелководьях кутовой его части в районе о. Кий обитает тугорослая камбала.

Очевидно, появление таких локальных внутрипопуляционных группировок камбалы связано прежде всего с геоморфологическими и гидрологическими особенностями Кандалакшского и Онежского заливов (рельеф дна, наличие многочисленных губ, рек с эстуарными зонами, мелководий, и др.). В результате освоения молодью различных участков этих акваторий возникает пространственная внутрипопуляционная дифференциация особей камбалы по местам основного нагула, составу питания и, соответственно, биологическим параметрам. В приустьевых пространствах и губах, удаленных от открытых морских акваторий, речная камбала встречается обычно вместе с полярной камбалой, численность которой бывает достаточно высокой. Исследования показали, что между младшими возрастными группами этих видов возникают напряженные конкурентные взаимоотношения из-за сходства спектра питания и ограниченности кормовых ресурсов (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970). В таких районах рост речной камбалы зачастую более медленный, чем в открытых морских участках, где численность полярной камбалы сравнительно невысока.

Статистическое сравнение кривых роста «быстрорастущих» камбал из Кандалакшского залива с остальными популяциями Белого моря показало, что рыбы из прибрежных районов Кандалакшского, Онежского, Двинского и Мезенского заливов достоверно различаются между собой по характеру роста (F-критерий, $p<0.01$). Наиболее быстро самцы и самки речной камбалы растут в Онежском заливе Белого моря (Рис. 5). Камбала из Двинского залива растет в целом медленнее, хотя в первые 2–3 года по скорости роста она превосходит рыб из Онежского залива. По направлению к северу (Кандалакшский залив) и далее к северо-востоку (Мезенский залив) скорость роста камбал снижается. Наиболее тугорослая камбала обитает на мелководьях Мезенского залива. Проведенный анализ показал высокую популяционную изменчивость характера роста у камбал в бассейне Белого моря. Снижение темпа роста беломорской речной камбалы в направлении на северо-восток (Онежский → Двинский → Мезенский заливы) ранее отмечалось Семушиным и др. (2015). По нашим данным камбала Кандалакшского залива по скорости роста занимает промежуточное положение между камбалами Двинского и Мезенского заливов. Таким образом, скорость роста речной камбалы ниже в северо-западных (Кандалакшский залив) и северо-восточных (Мезенский залив) районах Белого моря по сравнению с другими сравниваемыми акваториями региона. Следует отметить, что по скорости роста самки и самцы камбалы

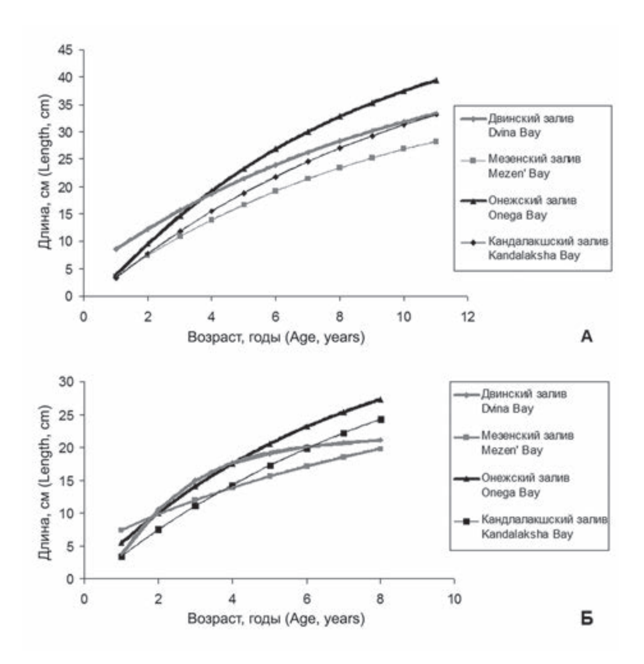
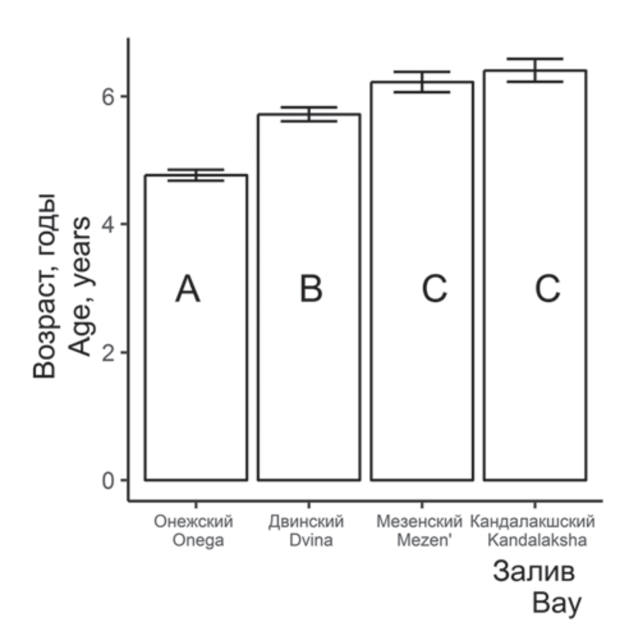


Рис. 5. Линейный рост самок (А) и самцов (Б) камбалы из разных заливов Белого моря.

Fig. 5. Body length growth curves of females (A) and males (Б) of flounder from different bays of the White Sea.



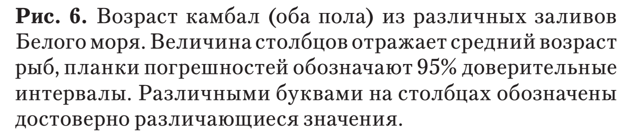

Рис. 6. Возраст камбал (оба пола) из различных заливов Белого моря. Величина столбцов отражает средний возраст рыб, планки погрешностей обозначают 95% доверительные интервалы. Различными буквами на столбцах обозначены достоверно различающиеся значения.

Fig. 6. Age of the flounder (males and females pooled) inhabiting different bays of the White Sea. Columns indicate average age of the fish (years), bars indicate 95% confidence interval. Different letters indicate values which differ significantly.

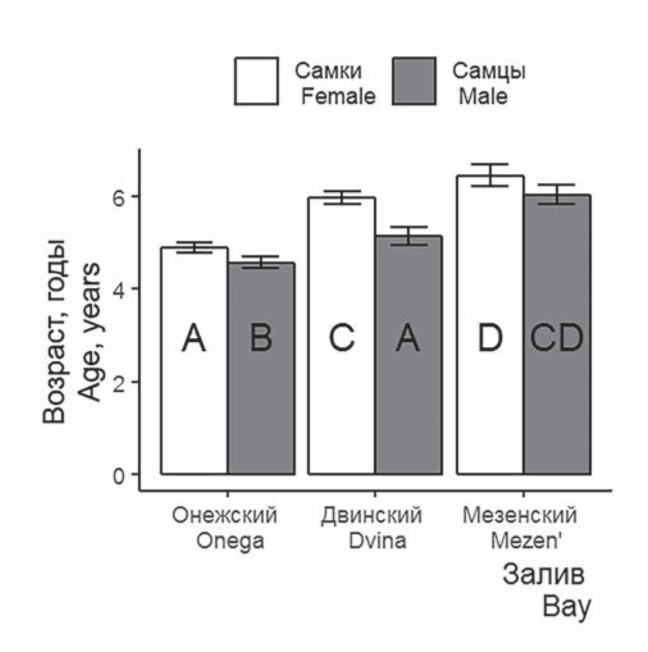


Рис. 7. Возраст самцов и самок камбал из различных заливов Белого моря. Величина столбцов отражает средний возраст самцов и самок, планки погрешностей обозначают 95% доверительные интервалы. Различными буквами на столбцах обозначены достоверно различающиеся значения.

Fig. 7. Age of the males and females of flounder inhabiting different bays of the White Sea. Columns indicate average age of the males and females (years), bars indicate 95% confidence interval. Different letters indicate values which differ significantly.

продемонстрировали сходную региональную изменчивость в бассейне Белого моря.

Рассмотрим теперь межпопуляционную изменчивость возрастного состава речной камбалы Белого моря. Сравнение возрастного состава уловов камбалы из района Великой Салмы (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970) и губы Чупа не выявило достоверных различий между этими участками Кандалакшского залива (W = 30067, N_1 = 689, N_2 = 78, p = 0.08), поэтому обе выборки были объединены. Эта объединенная выборка из Кандалакшского залива была использована для сравнения с опубликованными данными по рыбам из других заливов Белого моря (Семушин и др. [Semushin et al.] 2015).

Анализ модели M1 выявил достоверное влияние предиктора «Залив» на средний возраст камбал (оба пола объединены; χ^2 = 470.7, df = 3, p<0.05); иными словами, возрастной состав камбалы в разных заливах Белого моря различается. Между камбалами из Онежского и Двинского заливов, согласно результатам попарного сравнения, обнаружены достоверные отличия по среднему возрасту. Популяции камбалы из Мезенского и Кандалакшского заливов по среднему возрасту рыб оказались сходны, но достоверно отличались от онежской и двинской популяций. Популяция камбалы из Онежского залива характеризуется преобладанием особей младших возрастных классов по сравнению с популяциями из остальных заливов. Наибольший средний возраст камбалы отмечен в стадах Кандалакшского и Мезенского заливов (Рис. 6).

Анализ модели M2 показал, что предикторы «Залив» (χ^2 = 355.9, df = 2, p<0.05) и «Пол» (χ^2 = 55.9, df = 1, p<0.05) достоверно влияют на средний возраст камбал. Графический результат попарного сравнения самцов и самок из трех популяций приведен на Рис. 7. В популяциях камбалы из Онежского и Двинского заливов самцы и самки достоверно различались по среднему возрасту, причем он был выше у самок. У камба-

лы из Мезенского залива достоверных половых различий по этому показателю не выявлено. Так же, как и в случае сравнения объединенных по полу выборок, средний возраст самцов и самок увеличивался по направлению от Онежского к Мезенскому заливу, причем различия между всеми сравниваемыми популяциями были достоверны (p<0.05).

Ранее Семушин с соавторами [Semushin et al.] (2015) при сравнении камбал Онежского, Двинского и Мезенского заливов констатировали наличие тенденции увеличения среднего возраста рыб в выборках в направлении с юго-запада на северо-восток Белого моря. Привлечение для сравнения данных по Кандалакшскому заливу позволило нам более полно охарактеризовать популяционную изменчивость возрастного состава камбал в бассейне всего Белого моря. Проведенный анализ регрессионных моделей показал, что средний возраст рыб выше в стадах, обитающих не только в северо-восточном районе моря (Мезенский залив), но и в северо-западном (Кандалакшский залив). Интересно, что эти региональные изменения были характерны для рыб обоих полов.

Известно, что основными факторами, определяющими процессы роста и созревания рыб, являются температура воды и кормовая база водоемов (Никольский [Nikolsky] 1963). В условиях северных широт основной рост и накопление энергетических ресурсов для воспроизводства у речной камбалы, как и у других видов, происходит в течение короткого летнего периода (Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970). Продолжительность и эффективность нагула камбалы в весенне-летний период на прибрежных мелководьях зависит от сроков прогрева воды, а также от биомассы доступных организмов бентоса, которыми данный вид питается. Общие гидрологические сезонные и многолетние данные по температурам воды в различных акваториях Белого моря приведены в ряде публикаций (Глуховской [Glukhovskoi] 1991; Филатов и Тержевик [Filatov and Terzhevik] 2007; Толстиков [Tolstikov] 2016). Было показано, что отдельные районы Белого моря существенно различаются по температурному режиму. Так, Толстиков [Tolstikov] (2016) на основании анализа распределения температуры по поверхности Белого моря выделил 4 района: 1) Мезенский залив, Воронка и Горло, 2) Кандалакшский залив, Бассейн, 3) Онежский залив, 4) Двинский залив. Акватории южных районов Белого моря (Онежский и Двинский заливы) прогреваются гораздо интенсивнее и конвективные движения здесь достигают более глубоких слоев. Вследствие этого температуры поверхностных и придонных водных масс в южной части Белого моря выше, чем в северной его части. Например, в июне температура поверхностного слоя в Бассейне, Кандалакшском и Мезенском заливах – 6–7 °С; а в Онежском и Двинском заливах – 8–14 °С (Толстиков [Tolstikov] 2016). В августе температура верхнего квазиоднородного слоя воды достигает максимума и составляет в Горле и Воронке 6–8 °С, в Мезенском заливе – 10–13 °С, в Кандалакшском заливе – 12–14 °С, а в Онежском и Двинском – 14–17 °С (Елисов [Elisov] 1985; Глуховской [Glukhovskoi] 1991). В целом исследователи отмечают тенденцию увеличения температуры воды на поверхности в направлении с северо-востока на юго-запад Белого моря во все сезоны, за исключением зимы. Мы полагаем, что температурный фактор оказывает существенное влияние на темп роста камбалы, основные места обитания которой находятся в мелководной прибрежной зоне моря. В южных более теплых, районах Белого моря (Онежский и Двинский заливы) условия для роста речной камбалы, относящейся к бореальному фаунистическому комплексу, в весенне-летний период являются более благоприятными, чем в северных акваториях данного водоема.

Речная камбала относится к бентофагам, а в спектр ее питания входит значительная часть компонентов донной фауны, населяющей песчаные и илисто-песчаные грунты. Основу рациона камбалы составляют представители Bivalvia, Crustacea и Polychaeta, а основными факторами, влияющими на состав ее пищи, являются доступность и обилие кормовых объектов (Николаев [Nikolaev] 1949; Шатуновский и Честнова [Shatunovsky and Chestnova] 1970; Полоскин и др. [Poloskin et al.] 1997; Шерстков [Sherstkov] 2005a). Наиболее богато видами донное население Онежского залива, за ним следуют Двинский и Кандалакшский заливы. Мезенский залив является самым бедным в фаунистическом отношении заливом вследствие

особенностей гидродинамических процессов (Лисицин [Lisitsin] 2017). Вертикальное распределение биомассы бентоса демонстрирует плавное снижение показателей с увеличением глубины, причем на всех глубинах по биомассе в Белом море преобладают моллюски. В отношении пространственного распределения биомассы бентоса можно отметить сравнительно высокие ее значения (100–1000 г/м^2) для Онежского залива. В других акваториях наблюдаются в целом более низкие значения биомассы макрозообентоса на фоне высокой локальной изменчивости ее показателей (Скарлато [Scarlato] 1995; Лисицин [Lisitsin] 2017). Учитывая эти сведения, можно полагать, что условия нагула камбалы в Онежском заливе более благоприятные, чем в других заливах. Вместе с тем следует заметить, что взаимосвязь обилия донных организмов в местах нагула беломорской камбалы и состава ее пищи практически не исследована (Полоскин и др. [Poloskin et al.] 1997).

Итак, одним из основных факторов, влияющих на региональные различия камбалы по скорости роста и возрастному составу стад, является температурный режим акваторий Белого моря. Поздний прогрев поверхностных слоев воды весной, более низкие средние температуры воды в летний период и невысокие биомассы кормового бентоса приводят к замедлению роста рыб в северных популяциях камбалы. Это, в свою очередь, приводит к более позднему созреванию особей и, соответственно, увеличению доли рыб старших возрастных групп в стадах. Межпопуляционные различия в скорости роста речной камбалы в связи с широтным градиентом факторов среды известны и для других частей ареала данного вида (Freitas et al. 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование выявило особенности распределения в море, роста и размерно-возрастного состава речной камбалы в местах нагула в губе Чупа. Обобщенный анализ полученных результатов показал, что речная камбала, обитающая в прибрежных акваториях различных заливов Белого моря, характеризуется отличительными чертами характера роста и возрастного состава популяций. Средний возраст рыб был выше в стадах, обитающих в северо-западном (Кандалакшский залив) и северо-восточном (Мезенский залив) районах моря. Скорость роста у камбалы из северных популяций (Кандалакшский, Мезенский заливы) была ниже по сравнению с рыбами из южных популяций (Двинский и Онежский заливы). Высокая изменчивость биологических параметров речной камбалы в бассейне Белого моря свидетельствует о широком спектре адаптаций этого вида в суровых условиях северной части ареала. Изучение механизмов таких адаптаций в условиях градиентов факторов внешней среды является перспективным направлением для дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность рецензентам за критические замечания и ценные советы при подготовке рукописи. Авторы благодарят также экипаж судна «Профессор Кузнецов» за помощь в сборе материала. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме «Динамика структуры и функционирование экосистем Белого моря и сопредельных арктических морей». Регистрационный номер: АААА-А19-119022690122-5.

ЛИТЕРАТУРА

Altukhov K.A. 1980. Reproduction of flatfishes of the family Pleuronectidae in the White Sea. *Journal of Ichthyology*, **20**: 285–296.

Altukhov K.A., Mikhailovskaya A.A., Mukhomediyarov F.B., Nadezhin V.M., Novikov P.I. and Palenichko Z.G. 1958. Fishes of the White Sea. Gosizdat Karelskoy ASSR, Petrozavodsk, 162 p. [In Russian].

Dietrich R. 2008. Populationsökologie der Plattfische (Familie Pleuronectidae) im Küsten- und Ästuarbereich des Weißen Meeres: Dissertation am Inst. Biowis. der Mathem. Natur. Fakultat der Univ. Rostock, Rostock, 160 p.

Elisov V.V. 1985. Estimation of the thermal balance of the White Sea. *Proceedings of GOIN*, **174**: 107–112. [In Russian].

Filatov N.N. and Terzhevik A.Yu. (Eds). 2007. The White Sea and their watershed under influences of climate and anthropogenic impact. Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk, 335 p. [In Russian].

Fox J. and Weisberg S. 2011. An R Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks,

Sage, 608 p. URL: http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion

Freitas V., Kooijman S.A.L.M. and Van der Veer H.M. 2012. Latitudinal trends in habitat quality of shallow-water flatfish nurseries. *Marine Ecology Progress Series*, **471**: 203–214. https://doi.org/10.3354/meps10025

Glukhovskoi B.Kh. (Ed.). 1991. White Sea. Issue I. Hydrometeorological conditions. Project "Seas of the USSR". Gidrometeoizdat, Leningrad, 240 p. [In Russian].

Hollander M. and Wolfe D.A. 1973. Nonparametric Statistical Methods. John Wiley & Sons, New York, 503 p.

Hothorn H., Bretz F. and Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, **50**: 346–363. https://doi.org/10.1002/bimj.200810425

Lisitsin A.P. (Ed.). 2017. The White Sea system. Vol. IV. The processes of sedimentation, geology and history. Scientific world, Moscow, 1030 p.

Maximovich N.V. 1989. Statistical comparison of growth curves. *Vestnik LGU Series* **3**(4): 18–25. [In Russian].

Moiseev P.A. 1953. Cod and flatfishes of the Far East seas. *Izvestiya TINRO*, **40**: 288 p. [In Russian].

Mukhomediyarov F.B. 1963a. Biology and fishery of the noncommercial fishes in the coastal waters of the Karelia. In: Palenichko Z.G. (Ed.). Papers on the comprehensive studies of the White Sea. Issue 2. Izd. AS USSR, Moscow–Leningrad: 131–143. [In Russian].

Mukhomediyarov F.B. 1963b. Ichthyofauna of the Chupa Inlet. In: Palenichko Z.G. (Ed.). Papers on the comprehensive studies of the White Sea. Issue 2. Izd. AS USSR, Moscow–Leningrad: 90–99. [In Russian].

Nikolaev A.P. 1949. On the biology of European flounder from the Kuz Inlet. *Proceedings of the Karelian branch AS USSR*, **4**: 43–51. [In Russian].

Nikolsky G.V. 1963. Ecology of fishes. Higher school, Moscow, 368 p.

Poloskin A.V., Polozov Yu.S. and Goltzev N.A. 1997. Towards the problem of selective feeding of European flounder *Platichthys flesus* on the littoral zone of the Kandalaksha Bay of the White Sea. *Anichkov Bulletin,* **1**: 9–22. [In Russian].

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. URL https://www.R-project.org/

RStudio. 2018. RStudio: Integrated development environment for R (Version 1.1.456) [Computer software]. Boston, MA. Retrieved 20 May, 2019. URL https://www.rstudio.com/

Scarlato O.A. (Ed.). 1995. White Sea. Biological resources and problems of their rational exploitations. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, 250 p. (Part I), 252 p. (Part II). [In Russian].

Semushin A.V., Fuks G.V. and Shilova N.A. 2015. Flatfishes of the White Sea: New data on the biology of the arctic flounder *Liopsetta glacialis*, European flounder *Platichthys flesus*, and common dab *Limanda limanda*. *Journal of Ichthyology,* **55***:* 527–539. https://doi.org/10.1134/s0032945215030121

Shatunovsky M.I. 1964. Materials on systematics of European flounder *Pleuronectes flesus* from the White Sea. *Vestnik MGU*, **1**: 32–38. [In Russian].

Shatunovsky M.I. 1967. Changes in the biochemical composition of the liver and blood of the White sea flounder during maturation of the products of its reproductive organs in summer and autumn. *Vestnik MGU*, **2**: 22–30. [In Russian].

Shatunovsky M.I. 1970. Changes of fatness of some organs and tissues in the White Sea flounder during ontogeny and by years. *Reports of the White Sea Biological Station of the Moscow State University,* **3**: 154–165. [In Russian].

Shatunovsky M.I. and Chestnova L.G. 1970. Some biological characteristics of the flounder from the Kandalaksha Bay in the White Sea. *Reports of the White Sea biological station of the Moscow State University*, **3**: 166–188. [In Russian].

Sherstkov A.S. 2005a. Biological characteristic and perspectives of fisheries of flatfishes in the Onega Bay of the White Sea. Candidate dissertation. KSTU, Kaliningrad, 216 p. [In Russian].

Sherstkov A.S. 2005b. Growth peculiarities of European flounder from the Onega Bay, the White Sea. *KSTU News,* **8:** 85–94. [In Russian].

Sych N.S. 1930. About *Pleuronectes flesus* from the Barents and White Seas. *Proceedings of the NIIRH*, **5**: 89–116. [In Russian].

Tolstikov A.V. 2016. Variability of the surface layer temperature of the White Sea. Geos, Moscow, 212 p. [In Russian].

Wickham H. 2016. ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York, 260 p.

Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. and Smith G.M. 2009 Mixed effects models and extensions in ecology with R. Spring Science and Business Media, New York, 575 p.

Представлена 29 декабря 2018; принята 12 мая 2019.